

Cómo citar este artículo:

Ruth Esteban y otros. “Utilización de una estrategia multidisciplinar para definir las unidades de gestión de las orcas (*Orcinus orca*) al sur de España”. *Almoraima. Revista de Estudios Campogibraltareños*, 47, septiembre 2017. Algeciras. Instituto de Estudios Campogibraltareños, pp. 29-37.

Recibido: enero de 2014

Aceptado: febrero de 2014

UTILIZACIÓN DE UNA ESTRATEGIA MULTIDISCIPLINAR PARA DEFINIR LAS UNIDADES DE GESTIÓN DE LAS ORCAS (*ORCINUS ORCA*) AL SUR DE ESPAÑA

*Ruth Esteban*¹ / *Philippe Verborgh*¹ / *Pauline Gauffier*¹ / *Joan Giménez*² / *Vidal Martín*³ / *Mónica Pérez-Gil*³ / *Marisa Tejedor*³ / *Andrew Foote*⁴ / *Renaud de Stephanis*^{1,y2}

- (1) CIRCE (Conservación, Información y Estudio sobre Cetáceos), Cabeza de Manzaneda 3, Pelayo, 11390 Algeciras, CÁDIZ, España.
- (2) *Department of Conservation Biology*. Estación Biológica de Doñana - Consejo Superior de Investigaciones Científicas (EBD-CSIC). Americo Vespuccio Avenida, 41092 Sevilla, España.
- (3) SECAC, Sociedad para el Estudio de los Cetáceos en el Archipiélago Canario, Edificio Antiguo Varadero, 1ª planta, Local 8B, Puerto Calero, 35571 Yaiza, Lanzarote, España.
- (4) *Centre for GeoGenetics. The Natural History Museum of Denmark*. Øster Voldgade 5 – 7 1350 Copenhagen K.

RESUMEN

La identificación de unidades de gestión demográficamente independientes es una de las principales metas de la gestión de especies. Estudios previos sugieren que las orcas del estrecho de Gibraltar son genéticamente cercanas a las orcas de las Islas Canarias. Sin embargo, hay una leve diferenciación genética entre los individuos de Canarias y los de Gibraltar, que puede ser resultado de un flujo histórico de genes ausente actualmente o migración entre los grupos de Canarias y de Gibraltar. En este estudio se presentan análisis de foto-identificación y genotipos de los individuos para obtener el nivel actual de flujo genético y migración. Se analizaron 26.430 imágenes de aletas dorsales obtenidas desde 1999, mostrando la presencia de 47 individuos diferentes en Gibraltar y 16 individuos en Canarias, sin ninguna recaptura. Con análisis en Socprog, encontramos 5 pods diferentes en Gibraltar y 2 en Canarias. Las relaciones muestran un sistema social basado en conocidos casuales y compañeros constantes. Los haplotipos de ADN mitocondrial se comparten entre todos los individuos de un mismo grupo, pero difieren entre Canarias y el Estrecho, sugiriendo una estructura social matrilineal y que no existe o es mínima la migración entre los grupos. Los análisis de parentesco no detectan relación cercana entre los individuos de las Canarias y del Estrecho, sugiriendo un flujo genético bajo o inexistente. Los resultados sugieren que los individuos del Estrecho son una unidad de gestión distinta, contribuyendo a la propuesta de creación de un LIC en el estrecho de Gibraltar.

Palabras Claves: orcas, estructura de población, unidades de gestión, estructura social.

ABSTRACT

Identifying discrete, demographically independent conservation units is a key goal for management. Previous genetic work showed similarities between killer whales from the Strait of Gibraltar and the Canary Islands, but with a weak differentiation between places. This could result from historic gene flow and an absence of contemporary gene flow or migration between the Canary Islands and Gibraltar. Analyses of photo-identification and individual genotypes will assess the level of contemporary gene flow and migration between groups. A total of 26,430 dorsal fin images collected over 10 years were analyzed, showing the presence of 47 different individuals in the Strait of Gibraltar and 16 individuals in the Canary Islands, with no matches between areas. Group structure was analysed with Socprog, resulting in the identification of 5 pods in the Strait and 2 pods in the Canary Islands. The temporal relationships were fitted to models calculating their lagged association rates resulting in a social system based on Rapid Dissociation and Constant Companions and Casual Acquaintances. Mitochondrial DNA haplotype was shared by all individuals sampled within each group (constant companions), but differed between the two Canary groups and between groups within the Strait (casual acquaintances), suggesting that social structure was matrifocal and there was little or no migration between groups. Kinship analysis detected no close kin between Canary and Gibraltar individuals, suggesting low or no contemporary gene flow. The results suggest that the individuals from Gibraltar are a distinct 'conservation unit', contributing to propose a SCI in the Strait of Gibraltar.

Keys Words: killer whales, population structure, conservation units, social structure.

INTRODUCCIÓN

La identificación y definición de poblaciones o unidades de gestión es un paso clave para desarrollar políticas de conservación que sean capaces de mantener las diferencias intraespecífica (Margules y Pressey, 2000). Sin embargo, no es tan fácil y directa la definición de una población usando datos genéticos individuales, especialmente en poblaciones naturales donde el aislamiento de individuos por la distancia, la endogamia o la filopatría social puede llevar a que la divergencia de *locus* se encuentre en un equilibrio Hardy-Weinberg (Waples y Gaggiotti, 2006). Esto puede causar fallos a la hora de detectar estructuras de poblaciones sutiles, como en el caso de poblaciones que han divergido recientemente, por lo que se ha planteado

que la definición de unidades de gestión o poblaciones no debe ser simplemente por descarte de panmixia (reproducción aleatoria entre individuos) dentro de una población (Palsbøll *et al.*, 2007; Taylor y Dizon, 1999; Taylor, 1997). Por lo tanto, son necesarios métodos para distinguir entre flujo genético contemporáneo e histórico para identificar poblaciones para su efectiva conservación y gestión (Palsbøll *et al.*, 2007; Taylor y Dizon, 1999; Taylor, 1997).

Durante el pasado siglo, Aloncle (1964) informó acerca de la presencia regular de orcas (*Orcinus orca*) en el estrecho de Gibraltar. Recientes estudios han relacionado su presencia en la zona del estrecho de Gibraltar con la migración del atún rojo (*Thunnus thynnus*), su principal presa, restringiendo su distribución al golfo de Cádiz en primavera y las aguas centrales del canal del estrecho de Gibraltar en verano (Esteban *et al.*, 2013). Estas orcas han sido propuestas para ser categorizadas como una subpoblación “En peligro crítico” por ACCOBAMS y la UICN (Cañadas y de Stephanis, 2006). Además en la Comisión Internacional Ballenera se ha recomendado que se diseñe y se lleve a cabo un plan de conservación para esta subpoblación tan pronto como sea posible. En 2011, el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente catalogó las orcas del estrecho de Gibraltar y del golfo de Cádiz como “Vulnerable” en el Catálogo Español de Especies Amenazadas. Actualmente un Plan de Conservación para estas orcas está siendo preparado en el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. ACCOBAMS y UICN identificaron como una de las tareas prioritarias la de clarificar las relaciones de estas orcas con otros grupos de orcas en el Atlántico Noreste (Cañadas y de Stephanis, 2006). Por otro lado, las orcas son esporádicamente observadas en las aguas de las Islas Canarias, y pocos datos se han podido recoger de estos individuos.

Anteriormente Foote *et al.*, (2011) determinó el número de poblaciones de orcas en el Atlántico Noreste usando 83 genotipos *multi locus*. En su estudio se dijo que el número de poblaciones estimadas por el software STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000) fue de $k=5$. Usando esta estima de k , los individuos muestreados en el estrecho de Gibraltar fueron asignados a una población diferente a los individuos muestreados en las Islas Canarias. Sin embargo, tras la realización de un test a posteriori, como recomiendan Evanno *et al.*, (2005), sugiere que la mejor estima del número de poblaciones es $k=3$. Bajo este escenario, los individuos muestreados en el estrecho de Gibraltar y Canarias fueron asignados a la misma población. Con lo que con este estudio no quedó claro el grado de aislamiento de las orcas del estrecho de Gibraltar, que resulta ser una cuestión clave para que sean clasificadas como población en peligro crítico por la UICN. Existe una alternativa a este tipo de modelos para la definición de las poblaciones y son los modelos basados en el parentesco, que son mejores a la hora de distinguir entre flujo genético antiguo o reciente dentro de poblaciones sutiles como es el caso de estas orcas.

En este estudio pretendemos definir las unidades de gestión de estas orcas usando dos técnicas complementarias: primero utilizaremos técnicas de foto-identificación de marcas naturales para identificar la estructura social de estos individuos; después, determinaremos el parentesco entre individuos usando genotipos *multi locus* para determinar su relación entre individuos semiresidentes en el estrecho de Gibraltar y aquellos muestreados en las Islas Canarias.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Los datos que se presentan en este estudio pertenecen a dos áreas de muestreo próximas:

- a) El estrecho de Gibraltar y sus aguas contiguas, que están comprendidas entre la península ibérica y el norte de Marruecos, entre 5 y 6° de longitud oeste. La batimetría del Estrecho está caracterizada por un cañón central en dirección este-oeste con aguas más someras (200-300 m) en la parte atlántica y aguas más profundas (800-1000 m) en la parte mediterránea.
- b) Las Islas Canarias, que se encuentran aproximadamente a 400 km de la costa oeste de África en el Océano Atlántico. Estas islas tienen una formación volcánica y están rodeadas por aguas profundas, con ausencia de plataforma continental. Están comprendidas entre 13-18° de longitud oeste.

Foto-identificación

Cuando las orcas fueron encontradas en las zonas de estudio, se tomaron fotografías de diferentes partes del cuerpo de los animales: (i) la aleta dorsal, (ii) mancha ocular y (iii) la silla de montar que nos permiten identificar a cada individuo basándonos en marcas naturales (formas, muescas o arañazos) (Bigg, 1982; Ottensmeyer y Whitehead, 2003). Los materiales utilizados y la metodología utilizada se encuentran previamente descritos en Verborgh *et al.*, (2009). Con estas fotografías se realizó un catálogo de ambos lados; éste catálogo se encuentra disponible en <http://www.cetidmed.com>.

Análisis de la estructura social

La fuerza de las relaciones entre individuos se calculó utilizando el *half-weight association index* (HWI) (Cairns y Schwager, 1987; Ginsberg y Young, 1992). Se determinó que un individuo estaba asociado a otro, basándonos en la pertenencia al grupo, definiendo ésta como animales que se encuentran a menos de 10 cuerpos de distancia entre ellos y que tienen un comportamiento similar y/o coordinado. Para evitar sesgo, las crías e individuos que murieron durante el periodo de estudio fueron excluidos. Además solo se tuvieron en cuenta individuos que habían sido observados al menos durante tres días diferentes.

Calculamos la diferenciación social (S) (valores $< 0,3$ = sociedades homogéneas, $> 0,5$ = diferenciadas, y $> 2,0$ = extremadamente diferenciadas), y también calculamos la correlación entre los índices de asociación reales y estimados (r), que es un indicador del poder de análisis para detectar el sistema social real ($1,0$ = análisis perfecto, $0,0$ = inútil). Para determinar que las asociaciones no ocurren al azar, realizamos un test de permutaciones (Bejder *et al.*, 1998; Whitehead, 1999). El análisis de asociaciones se realizó utilizando el programa SOCPROG 2.4 (Whitehead, 2009).

Se realizó una red social ponderada definida por una matriz de los índices de asociación, donde se muestran los individuos (nodos) conectados por su HWI (vértices), usando el diseño de Kamada-Kawai (Kamada y Kawai, 1989). Utilizamos la técnica de modularidad para evaluar la estructura de nuestra red social (Whitehead, 2008), que cuantifica la tendencia de los nodos a agruparse e identifica mejor la forma de dividir la red en grupos o manadas (>0.3 buena determinación).

Muestras genéticas

Las muestras se recogieron de orcas en libertad del estrecho de Gibraltar y de la costa de Lanzarote en las Islas Canarias usando una ballesta y dardos especialmente modificados para cetáceos (Palsbøll *et al.*, 1991). También se incluyó una muestra adicional de un individuo varado en el estrecho de Gibraltar. La extracción de ADN, las amplificaciones y los métodos secuenciales fueron anteriormente descritos por Foote *et al.*, (2011). Los controles de región del ADN mitocondrial (989 pares de bases) se secuenciaron para todas las muestras y los genomas mitocondriales completos fueron secuenciados para un subconjunto de individuos mediante dos estudios previamente publicados (Foote *et al.*, 2011; Morin *et al.*, 2010).

Análisis de relación genética

Hemos estimado la diferenciación genética entre las muestras del Estrecho y las de Canarias para las frecuencias alélicas de los 7 loci de cada individuo utilizando F_{ST} de Weir and Cockerham (1984) calculados en el programa FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995) y se estimaron los intervalos de confianza del 95% con 15.000 replicaciones mediante *bootstrap*. Se estimó el flujo genético a corto plazo m (en las pasadas 1-3 generaciones) utilizando el programa BAYESASS+ (Wilson y Rannala, 2003). Probamos si existió un cambio reciente en el tamaño de la población efectiva para los grupos del Estrecho utilizando el programa BOTTLENECK (Cornuet, y Luikart, 1996; Piry *et al.*, 1999). El test se realizó con dos modelos diferentes de mutación de evolución de los microsatélites: el modelo de alelos infinito y el modelo de escalonado de mutación.

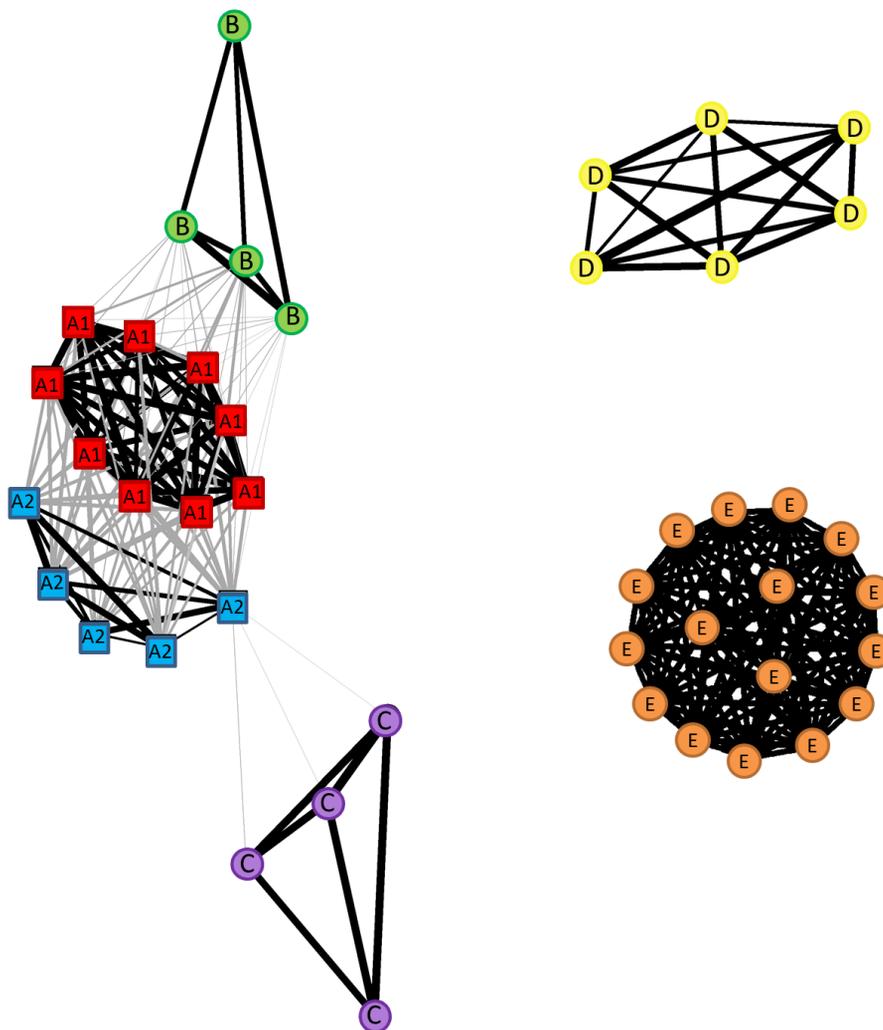


Figura 1: Red social de las orcas del estrecho de Gibraltar (manadas A1, A2, B, C y D) y las Islas Canarias (E). La anchura de los vértices viene determinada por el HWI entre individuos, vértices negros entre individuos de la misma manada, y vértices grises entre individuos de distintas manadas. Los nodos cuadrados indican animales que interaccionan con pesquerías y nodos circulares indican animales que no interaccionan.

Estructura social y relación genética

La comparación de las relaciones genéticas entre individuos genotipados fue estimada utilizando el método descrito en Queller y Goodnight (1989) comparando las frecuencias de los alelos con el programa RELATEDNESS (Goodnight y Queller, 1998). Para encontrar una correlación entre la estructura social y la relación genética se usó un test de Mantel (Mantel, 1967), entre la matriz de asociación (HWI) y la correspondiente matriz de comparación entre estimas de la relación genética. La matriz de HWI también fue correlacionada con la matriz de comparación de haplotipos de ADN mitocondrial. El valor estadístico de las correlaciones se obtuvo con 10.000 permutaciones aleatorias (Schnell *et al.*, 1985) en SOCPROG.

RESULTADOS

Un total de 20.617 fotografías se analizaron, representando 25.473 identificaciones de orcas (una imagen puede contener varios individuos). Cuarenta y siete individuos de orcas fueron identificados dentro de la zona de estudio del estrecho de Gibraltar en 101 periodos de muestreo. Veintiocho de los individuos identificados fueron utilizados para los análisis de estructura social después de aplicar las restricciones anteriormente descritas, y 11 individuos fueron muestreados mediante biopsias para su estudio genético. Del único avistamiento del que se disponen fotos de orcas de Canarias se pudieron identificar 16 individuos y muestrear mediante biopsias a 9 individuos. No se encontraron recapturas con ninguno de los individuos identificados entre el estrecho de Gibraltar y Canarias.

Análisis de la estructura social

La estructura social de las orcas fue extremadamente diferenciada ($S=3,01 \pm$ s.e. 0,17), la estima de la correlación entre las estimas de asociación real y estimada indican una buena representación de la estructura social real ($r=0,97 \pm$ s.e. 0,03). Los test de permutaciones nos indican que nuestros datos no son aleatorios ($p=1$).

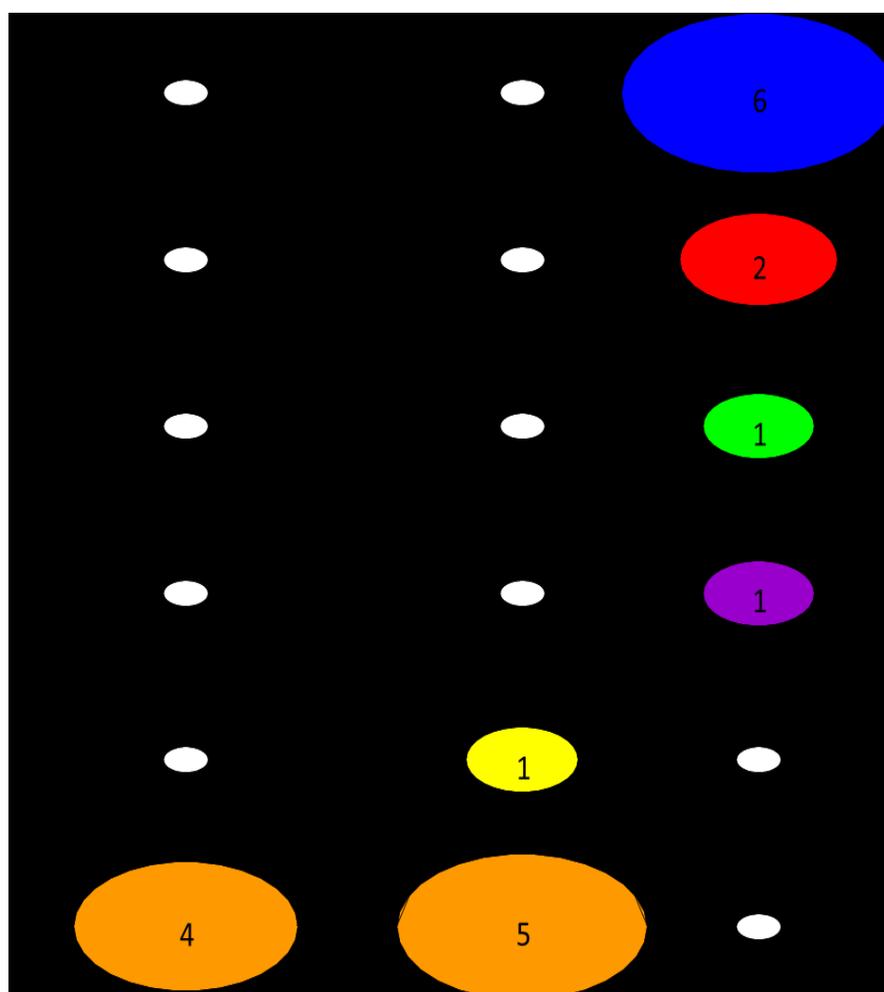


Figura 2. Regiones control de los haplotipos de ADN mitocondrial. Cada círculo indica la presencia de un haplotipo. El tamaño de los círculos indica el número de individuos en cada haplotipo. Cuando dos manadas están unidas significa que comparten un haplotipo.

En la Figura 1 podemos apreciar cómo tenemos una estructura social claramente diferenciada y, sobre todo, cómo los individuos de Canarias se separan perfectamente de los del Estrecho. La modularidad obtenida es de 0,54 dándonos 6 manadas claramente diferenciadas.

Análisis genéticos

La diferenciación genética entre los grupos del estrecho de Gibraltar y el de las Islas Canarias fue relativamente baja ($F_{ST}=0,08$, 95%IC:0,01-0,15). Las tasas de dispersión recientes (m) estimadas por BAYESASS sugieren un flujo unidireccional de genes con un nivel estimado muy bajo de dispersión entre las Islas Canarias y el estrecho de Gibraltar $m=0,05$ (S.D.=0,04), comparado con el de los grupos del Estrecho hacia Canarias $m=0,21$ (S.D.=0,12). Pero el árbol de genomas completos de haplotipos nos sugiere también diferentes grupos dentro de las orcas del Estrecho (Figura 2). Además al analizar el ADN mitocondrial encontramos claras diferencias entre las orcas de Canarias y ciertos grupos de orcas del estrecho de Gibraltar (Figura 3).

Usando los 19 *loci*, los resultados de BOTTLENECK fueron marginales para determinar si los grupos del estrecho de Gibraltar han sufrido un reciente cambio en el tamaño de la población efectiva. Bajo el modelo de alelos infinitos hubo un exceso de heterocigosidad significativo ($p=0,013$) sugiriendo una reducción reciente en el tamaño de la población excesiva. Sin embargo, este no fue el caso para el modelo de mutación escalonado ($p=0,483$) y la distribución de frecuencias de alelos tuvo una distribución normal en forma de L que podría esperarse para una población que está bajo el equilibrio de mutación-deriva.

Estructura social y relación genética

Se encontró correlación para la matriz de ADN mitocondrial y la matriz de comparaciones de relación genética con la matriz de HWI (Tabla 1).

DISCUSIÓN

En este estudio hemos encontrado que las orcas del estrecho de Gibraltar y de las Islas Canarias tienen un tipo de estructura social no aleatoria y bien diferenciada, ya que tenemos grupos de orcas estables en el tiempo. En el caso del estrecho de Gibraltar tenemos 5 manadas diferenciadas de orcas, y en las Islas Canarias una sola (Figura 1), algo normal dado que solo tenemos un avistamiento en el archipiélago.

A nivel genético hemos encontrado poca diferenciación genética entre las orcas del Estrecho y Canarias, pero es comparable con aquellos encontrados en poblaciones de orcas que cohabitan en aguas del Pacífico entre las Residentes del norte, Residentes del sur de Alaska y las del noreste (Barrett-Lennard, 2000). Este valor puede ser que esté inflado porque se muestrearon varios individuos del mismo grupo matrilineal (Foote *et al.*, 2011). También puede deberse a que las orcas de Canarias y las del Estrecho hayan divergido recientemente y que todavía no sea posible detectar esta diferencia genética, ya que se necesita un gran número de generaciones para que se note un incremento tras la fragmentación entre poblaciones

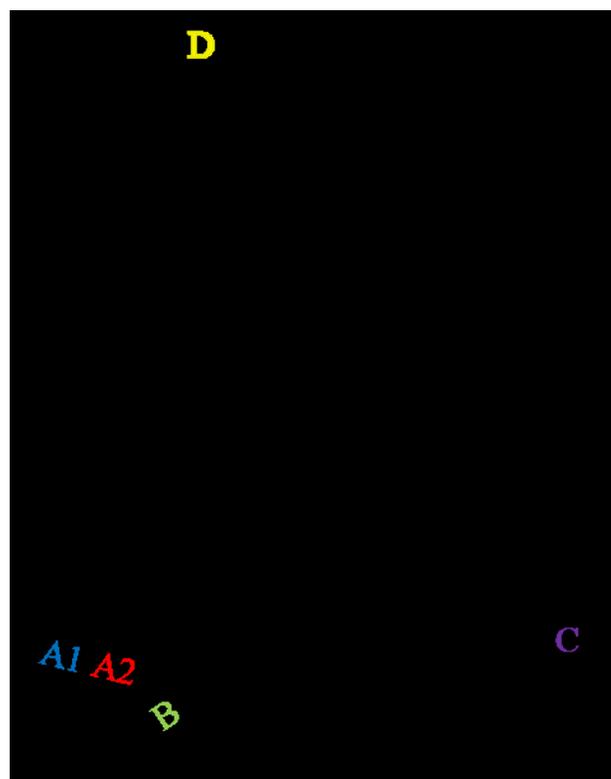


Figura 3: Árbol de genomas completos de haplotipos mitocondriales. La longitud de las líneas muestra la diferencia entre los genomas completos de cada manada.

(Palsbøll *et al.*, 2010). Se ha detectado un flujo genético muy bajo entre las orcas de Canarias y del estrecho de Gibraltar, pero si observamos el diagrama de las regiones control de haplotipos de ADN mitocondrial entre las manadas definidas (Figura 2), vemos cómo todos los grupos del Estrecho comparten el mismo haplotipo 3 a excepción de D, que comparte el haplotipo 2 con las orcas de Canarias. Eso sugiere que no hay migración permanente al menos entre todos los grupos del Estrecho (a excepción de la manada D) y las orcas de Canarias. El árbol de genomas completos de haplotipos mitocondriales (Figura 3), refleja la misma estructura que la red social y nos sugiere que las manadas encontradas por la modularidad son grupos matrilocales. Hemos encontrado correlación tanto entre la estructura social y la relación genética como entre la estructura social y los haplotipos del ADN mitocondrial (Tabla 1).

	RELACIÓN GENÉTICA	ADN MITOCONDRIAL
TEST DE MANTEL	0,199 (P= 0,04)	0,274 (P< 0,01)

Tabla 1. Correlación entre la estructura social y los datos genéticos de parentesco.

Además de todas estas diferencias sociales y genéticas entre las manadas de orcas definidas en este estudio, ya se tenía constancia de diferencias ecológicas entre ellas: (i) todos los individuos dentro de las orcas del Estrecho han sido observados durante la primavera persiguiendo atún a grandes velocidades aproximadamente durante 30 minutos, hasta que lo capturan (Guinet *et al.*, 2007), pero solo los grupos A1 y A2 (Figura 1) han sido vistos interaccionando con la pesquería de palangre de atún durante los meses de verano (de Stephanis *et al.*, 2008); (ii) por otro lado, los análisis de isótopos estables realizados para determinar su dieta nos muestran que todos los grupos descritos en el estrecho de Gibraltar se alimentan principalmente de atún, excepto el grupo D que se alimenta también de otras especies de peces (García-Tiscar, 2009).

Todos estos datos nos sugieren que (i), por un lado, es importante la definición de las unidades de gestión no solamente por criterios genéticos, sino sociales y ecológicos; (ii) que existe dentro de las orcas del estrecho de Gibraltar un grupo que posiblemente se encuentra genéticamente aislado del resto de poblaciones del Atlántico Norte, y (iii), que dentro de las orcas analizadas en este estudio tenemos al menos dos unidades de gestión, por un lado el grupo D del Estrecho con las orcas de Canarias y por el otro el resto de orcas del Estrecho. Ya que estas dos unidades de gestión presentan diferencias ecológicas, sociales y genéticas importantes, puede que estén atravesando diferentes amenazas (como el declive de su presa principal o la interacción con la pesquería) que les puede llevar a diferentes trayectorias demográficas, las cuales estarían enmascaradas si se consideran como una simple unidad de gestión. Por ejemplo, dos poblaciones pueden ser identificadas y gestionadas como una sola unidad usando criterios genéticos por el descarte de panmixia debido a su flujo genético histórico. Si la actual migración genética entre estas dos poblaciones es baja y las tasas de mortalidad por fuentes antropogénicas son altas en una de estas poblaciones, el nivel de reclutamiento puede caer por debajo de la tasa de supervivencia llevando a un declive de esta población e incluso a la extinción (Taylor, 1997).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Fundación Biodiversidad del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Fundación Loro-Parque, CEPSA, la Obra Social de Caja Mediterráneo, los proyectos de voluntariado de la Junta de Andalucía por sus ayudas en los proyectos que se han llevado a cabo para este estudio. Y además al CNRS francés, la Universidad de Cádiz, la Sociedad Española de Cetáceos y la Universidad Autónoma de Madrid que han aportado conocimientos para la realización de este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Aloncle, H. 1964. 'Premières observations sur les petits cétacés des côtes marocaines'. *Bull. de l'Institut des Pêches Marit. du Maroc* 12, 21–42.
- Barrett-Lennard, L.G., 2000. *Population structure and mating patterns of killer whales (Orcinus orca) as revealed by DNA analysis*. University of British Columbia.
- Bejder, L., Fletcher, D. y Bräger, S. 1998. "A method for testing association patterns of social animals". *Anim. Behav.* 56, 719–725.
- Bigg, M. 1982. *An assessment of killer whale ('Orcinus orca') stocks off Vancouver Island, British Columbia*. Rep. Int. Whal. Comm. 36, 655–666.
- Cairns, S.J. y Schwager, S.J., 1987. "A comparison of association indices". *Anim. Behav.* 35, 1454–1469.
- Cañadas, A. y de Stephanis, R. 2006. "Killer whale, or Orca *Orcinus orca* (Strait of Gibraltar subpopulation)" in: Reeves, R.R., Notarbartolo di Sciara, G. (Eds.), "The Status and Distribution of Cetaceans in the Black Sea and Mediterranean Sea". IUCN, Centre for Mediterranean Cooperation, Malaga, Spain, pp. 34–38.
- Cornuet, J.M. y Luikart, G. 1996. "Description and Power Analysis of Two Tests for Detecting Recent Population Bottlenecks From Allele Frequency Data". *Genetics* 144, 2001–2014.
- De Stephanis, R., Cornulier, T., Verborgh, P., Salazar Sierra, J., Pérez Gimeno, N. y Guinet, C., 2008. *Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 353, 275–288.
- Esteban, R., Verborgh, P., Gauffier, P., Giménez, J., Afán, I., Cañadas, A., García, P., Murcia, J.L., Magalhães, S., Andreu, E. y de Stephanis, R. 2013. *Identifying key habitat and seasonal patterns of a critically endangered population of killer whales*. J. Mar. Biol. Assoc. 1–9.
- Evanno, G., Regnaut, S. y Goudet, J. 2005. "Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study". *Mol. Ecol.* 14, 2611–20.
- Foote, A.A.D., Vilstrup, J.J.T., De Stephanis, R., Verborgh, P., Abel Nielsen, S.C., Deaville, R., Kleivane, L., Martín, V., Miller, P.J.O., Oien, N., Pérez-Gil, M., Rasmussen, M., Reid, R.J., Robertson, K.M., Rogan, E., Similä, T., Tejedor, M.L., Vester, H., Vikingsson, G. a, Willerslev, E., Gilbert, M.T.P., Piortney, S.B., Nielsen, S.C.A., Øien, N. y Pasmussen, M. 2011. *Genetic differentiation among North Atlantic killer whale populations*. Mol. Ecol. 20, 629–641.
- García-Tiscar, S. 2009. *Interacciones entre delfines mulares y orcas con pesquerías en el Mar de Alborán y estrecho de Gibraltar*. Tesis. Universidad Autónoma de Madrid.
- Ginsberg, J.R. y Young, T.P. 1992. "Measuring association between individuals or groups in behavioural studies". *Anim. Behav.* 44, 377–379.
- Goodnight, K. y Queller, D. 1998. *Relatedness 5.0. 8. Goodnight Software*. Houston, TX.
- Goudet, J. 1995. *FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics*. J. Hered.
- Guinet, C., Domenici, P., de Stephanis, R., Barrett-Lennard, L., Ford, J.K.B. y Verborgh, P. 2007. "Killer whale predation on bluefin tuna: exploring the hypothesis of the endurance-exhaustion technique". *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 347, 111–119.
- Kamada, T. y Kawai, S. 1989. "An algorithm for drawing general undirected graphs". *Inf. Process. Lett.* 31, 7–15.
- Mantel, N. 1967. "The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach". *Cancer Res.* 27, 209–220.
- Margules, C.R. y Pressey, R.L. 2000. "Systematic conservation planning". *Nature* 405, 243–53.
- Morin, P.A., Archer, F.I., Foote, A.D., Vilstrup, J., Allen, E.E., Wade, P., Durban, J., Parsons, K., Pitman, R., Li, L., Bouffard, P., Abel Nielsen, S.C., Rasmussen, M., Willerslev, E., Gilbert, M.T.P. y Harkins, T. 2010. *Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales ('Orcinus orca') indicates multiple species*. Genome Res. 20, 908–16.
- Ottensmeyer, C.A. y Whitehead, H. 2003. "Behavioural evidence for social units in long-finned pilot whales". *Can. J. Zool.* 81, 1327–1338.
- Palsbøll, P.J., Bérubé, M. y Allendorf, F.W. 2007. "Identification of management units using population genetic data". *Trends Ecol. Evol.* 22, 11–6.
- Palsbøll, P.J., Larsen, F. y Hansen, E.S. 1991. *Sampling of skin biopsies from free-ranging large cetaceans in West Greenland: development of new biopsy tips and bolt designs*. Rept. Int. Whal. Comm. Special Is, 71–79.
- Palsbøll, P.J., Zachariah Peery, M. y Bérubé, M. 2010. "Detecting populations in the 'ambiguous' zone: kinship-based estimation of population structure at low genetic divergence". *Mol. Ecol. Resour.* 10, 797–805.
- Piry, S., Luikart, G. y Cornuet, J.M. 1999. *BOTTLENECK: A computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data*. J. Hered. 90, 502–503.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. y Donnelly, P. 2000. "Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data". *Genetics* 155, 945–959.
- Queller, D. y Goodnight, K. 1989. *Estimating relatedness using genetic markers*. Evolution (N. Y).
- Schnell, G.D., Watt, D.J. y Douglas, M.E. 1985. "Statistical comparison of proximity matrices: applications in animal behaviour". *Anim. Behav.* 33, 239–253.
- Taylor, B.L. 1997. "Defining 'population' to meet management objectives for marine mammals", in: Dizon, A.E., Chivers, S.J., Perrin, W.F. (Eds.), *Molecular Genetics of Marine Mammals: Incorporating the Proceedings of a Workshop on the Analysis of Genetic Data to Address Problems of Stock Identity as Related to Management of Marine Mammals*. Society of Marine Mammalogy, pp. 49–65.
- Taylor, B.L. y Dizon, A.E. 1999. *First policy then science: why a management unit based solely on genetic criteria cannot work*. Mol. Ecol. 8, S11–S16.
- Verborgh, P., de Stephanis, R., Pérez, S., Jaget, Y., Barbraud, C., Guinet, C. y Yaget, Y. 2009. *Survival rate, abundance, and residency of long-finned pilot whales in the Strait of Gibraltar*. Mar. Mammal Sci. 25, 523–536.
- Waples, R.S. y Gaggiotti, O., 2006. *What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity*. Mol. Ecol. 15, 1419–39.
- Weir, B. y Cockerham, C. 1984. *Estimating F-statistics for the analysis of population structure*. Evolution (N. Y).
- Whitehead, H. 1999. "Testing association patterns of social animals". *Anim. Behav.* 57, F26–F29.
- Whitehead, H. 2008. "Analysing animal societies. Quantitative methods for vertebrate social analysis". The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Whitehead, H. 2009. "SOCPROG programs: analysing animal social structures. Behav". *Ecol. Sociobiol.* 63, 765–778.
- Wilson, G.A. y Rannala, B. 2003. "Bayesian Inference of Recent Migration Rates Using Multilocus Genotypes". *Genetics* 163, 1177–1191.